

DOI: 10.5846/stxb201406291343

常伟, 党坤良, 武朋辉, 李明雨. 秦岭林区锐齿栎次生林种群空间分布格局. 生态学报, 2016, 36(4): - .

Chang W, Dang K L, Wu P H, Li M Y. Spatial pattern of secondary *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests in the Qinling Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(4): - .

秦岭林区锐齿栎次生林种群空间分布格局

常 伟, 党坤良*, 武朋辉, 李明雨

西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

摘要:以秦岭林区阳坡、阴坡 2 个典型地段上的锐齿栎次生林为研究对象, 运用点格局分析方法 O-ring 函数分析了不同坡向、不同发育阶段种群空间分布格局及不同坡向锐齿栎种群的种内与种间空间关联性, 探讨锐齿栎空间格局形成和种群维持机制。结果表明: 阴坡锐齿栎种群聚集程度高于阳坡; 两种坡向种群各发育阶段空间分布格局相似, 从幼树到大树均呈现出聚集到随机甚至均匀分布的规律; 不同坡向种群各发育阶段间关联性不同, 阳坡各发育阶段间呈一定的正相关, 而阴坡呈一定的负相关; 阳坡中, 山杨与锐齿栎种群分布呈一定正相关, 灯台树、鹅耳枥与其呈一定负相关, 在阴坡, 山杨、漆树与锐齿栎呈一定正相关, 灯台树、青榨槭、鹅耳枥与其呈一定负相关。以上结果表明: 目前, 阳坡锐齿栎种群结构较好, 种内、种间竞争不激烈, 而阴坡种群不仅受种间竞争的影响, 同样受到种内竞争的制约, 最终导致其林分结构较差, 更新不良, 从长远上看, 适当疏伐可以增加林内透光性, 有益于促进种群的更新与稳定。

关键词:锐齿栎次生林; 秦岭; O-ring 函数; 空间分布格局; 空间关联性

Spatial pattern of secondary *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests in the Qinling Mountains

CHANG Wei, DANG Kunliang*, WU Penghui, LI Mingyu

College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

Abstract: Study of the spatial patterns of populations can provide many important clues about underlying processes forming these patterns. The population of secondary growth *Quercus aliena* var. *acuteserrata* is a representative forest type in the Qinling Mountains. This study was intended to investigate the spatial patterns of secondary *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests and to provide a basis for managing natural forests. Two sample plots were established, on a sunny slope and a shady slope, to analyze and compare spatial patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population. The pair correlation function and univariate statistics of point patterns were used to analyze the spatial distribution of different development stages and habitats, while bivariate statistics was used to analyze spatial associations of different stages and of different populations on each plot. The change in population spatial pattern and association among different development stages and different populations was compared to explore inherent mechanisms forming the spatial patterns. The results show that spatial distribution patterns and the age structure of the *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population were different for sunny and shady slopes. The degree of spatial distribution aggregated on the shady slope was higher than that on the sunny slope. The age structure appeared a reverse 'J' type on the sunny slope (growing type), while the population renewal was poor on the shady slope (declining type). Initially, different developmental stages showed similar distribution patterns on both slopes, but these became random when young trees matured. Some differences appeared in the relevance of each development stage

基金项目: 林业公益性行业专项项目(201204502)

收稿日期: 2014-06-29; 网络出版日期: 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Dangkl@126.com

on each slope. Positive association was observed among developmental stages on the sunny slope, while negative association was observed among developmental stages on the shady slope. For example, on the sunny slope, the distribution patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population were positively associated with *Populus davidiana*, but negatively associated with *Bothrocaryum controversum* and *Carpinus turczaninowii*. On the shady slope, the distribution patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population were positively associated with *Populus davidiana* and *Toxicodendron vernicifluum*, but negatively associated with *Bothrocaryum controversum*, *Acer davidii* and *Carpinus turczaninowii*. In summary, the distribution patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population were basically reasonable on the sunny slope; intraspecific and interspecific competition were not fierce. The distribution patterns within the *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population were not only influenced by interspecific competition, but were also restricted by intraspecific competition on the shady slope, suggesting that proper thinning could increase light transmittance, thereby improving the regeneration and stability of such *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population.

Key Words: *Quercus aliena* var. *acuteserrata* secondary forests; Qinling Mountain; O-ring statistic; spatial distribution; spatial correlation

植物种群的空间格局是指种群个体在水平空间的配置状况或分布状态,是种群生物学特征、种内种间关系及环境条件综合作用的结果^[1]。种群空间格局的分析对揭示种群的形成和维持机制有着重要的理论意义,一直以来都是生态理论研究的核心^[2-3]。以往国内外有关物种空间格局的研究多采用 RipleyK(d) 函数,但其累积效应会影响结果的准确性,O-ring 函数是在 RipleyK(d) 函数的基础上,结合 Mark 相关函数的一种新的点格局分析方法,其采用环形尺度分析方法替代圆形尺度分析方法,消除了 RipleyK(d) 函数分析时大小尺度的累积效应,能够更真实的反应出种群在任意尺度的空间格局,分析比较不同群落的树木种群之间的空间关联性而得到广泛的应用^[4-6],可为探讨森林格局与过程提供许多潜在生态学信息^[7-8]。

锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)为暖温带、温带植被的主要建群种之一,在海拔 1,100—1,900 m 区域广泛分布,海拔 1,300—1,700 m 分布最为集中,是秦岭林区植被垂直带谱中重要的组成部分,在水源涵养、理水功能、改良土壤、维持区域生态平衡等方面具有突出贡献^[9-11]。已有科研人员对秦岭林区锐齿栎进行了一些的研究,主要集中于生态位^[12]、群落数量^[13]、健康状况^[14]等方面,但涉及该物种空间格局方面的研究较少。本文运用点格局分析中 O-ring 函数,对秦岭林区锐齿栎种群的空间分布格局、各发育阶段间的空间关联性和种间关联性进行分析,以期认识锐齿栎种群空间分布格局对尺度的依赖性、各发育阶段个体间的空间关联性、种间关联性以及坡向对空间格局的影响等生态学性质和过程,探寻产生和维持这种格局的机理,并为物种的共存提供理论基础,对锐齿栎可持续经营具有重要意义。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于秦岭林区宁东林业局高桥林场(108°24'15"—108°45'14"E, 33°33'44"—33°48'18"N)海拔 1,400—1,800 m,年平均降水量 900—1,200 mm,年均气温 12.3 °C,极高温 36.2 °C,极低温 -13.1 °C,年日照 1638.3 hr,无霜期 210 d,植物生长期 130—206 d,属我国北亚热带和暖温带的过渡地带。区内森林植被类型主要是 20 世纪 60—70 年代经过度人为干扰后形成的天然次生林,林分年龄 40 年左右。调查区植被资源以锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、华山松(*Pinus armandii*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)为主要建群树种,伴生树种有漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)、青榨槭(*Acer davidii*)、山杨(*Populus davidiana*)、灯台树(*Bothrocaryum controversum*)等。林下植被以卫矛(*Euonymus alatus*)、白檀(*Symplocos paniculata*)、木姜子(*Litsea pungens*)、悬钩子(*Rubus*)、披针叶苔草(*Carex canteolata*)、龙牙草(*Agrimonia pilosa*)、茜草(*Rubia cordifolia*)为主。其土壤主要为以花岗岩、片麻岩为母质发育的山地棕色森林

土,土层厚度 50 cm 左右。

1.2 样地设置与调查

研究区内的锐齿栎林多为上世纪 60—70 年代经过全面主伐后形成的次生林,其间散生有采伐时保留的下种母树。2014 年 5 月根据锐齿栎种群在研究区内的分布情况,根据森林格局研究的取样要求^[15],在人类活动较少的地区,依据坡向选取 2 种典型地段:阳坡(A)、阴坡(B),每个地段设置一块典型样地,面积为 80 m×80 m,并将其划分 10 m×10 m 的相邻网络(小样方),以相邻网络为基本单元,采用坐标定位方法对样地内胸径(diameter at breast height *DBH*) ≥ 3 cm 的乔木进行调查,记录树种名称、坐标值、胸径、高度、冠幅、生长状况等因子。样地概况见表 1。

表 1 样地概况

Table 1 Survey of sample plots

| 样地 Plot | 中心坐标 Center coordinate | 胸高断面面积 Basal area at breast height / m ² / hm ² | 平均胸径 Stand average breast diameter / cm | 平均树高 Stand average height / m | 中心海拔 Centre altitude / m | 坡向 Aspect | 坡位 Slope position | 坡度 Slope Gradient |
|------------|---------------------------|--|--|-------------------------------------|--------------------------------|-------------------|----------------------|-------------------------|
| A | 108.4350 °E 33.2734 °N | 29.77 | 13.58 | 11.23 | 1587 | 阳坡 Sunny slope | 中坡位 Middle slope | 28 |
| B | 108.4339 °E 33.2719 °N | 34.54 | 15.87 | 12.51 | 1659 | 阴坡 Shady slope | 中坡位 Middle slope | 32 |

1.3 研究方法

锐齿栎树木高大,木质坚硬,不适合利用生长锥等传统方法进行年龄的测定。基于前人对锐齿栎径级和生活史特征的研究,结合种群静态生命表,将锐齿栎划分为以下三个发育阶段^[16-17]:幼树(3 cm ≤ *DBH* < 10 cm)、中树(10 cm ≤ *DBH* < 20 cm)和大树(*DBH* ≥ 20 cm);用点格局方法对样地内的幼树、中树、大树的分布格局及不同发育阶段关联性进行研究。

植物种群重要值(*IV*):

$$IV = [\text{相对高度}(RHG, \%) + \text{相对胸径}(RDBH, \%) + \text{相对多度}(RAD, \%)] / 3$$

其中, $RGH = H_i / \sum H_i$

$$RDBH = D_i / \sum D_i,$$

$$RAD = A_i / \sum A_i$$

式中, H_i 、 D_i 、 A_i 分别为某种植物的高度(m)、胸径(cm)和多度; $\sum H_i$ 、 $\sum D_i$ 、 $\sum A_i$ 依次为所有植物的总高度(m)、总胸径(cm)和总多度。选取重要值排名前 6 的树种进行种间空间关联性分析。

点格局分析法(Point pattern analysis)是把植物个体都视为二维空间平面中的一个点,以点图为基础进行格局分析^[1]。本文采用单变量 O-ring 函数[$O(r)$]分析不同坡向锐齿栎种群及不同生长阶段个体在多尺度的空间分布格局,用双变量 O-ring 函数[$O_{12}(r)$]分析锐齿栎种群不同生长阶段空间格局关联性及其不同树种间空间关联性,为避免空间格局的误判,在进行 O-ring 统计前的数据预处理阶段,必须仔细选择零假设(null model)^[18-19]。对于单变量 O-ring 统计,若物种的空间分布没有表现出明显的聚集性,则使用完全空间随机(complete spatial randomness)零假设;若物种的分布呈现明显的空间异质性,则使用异质性泊松过程(heterogeneous Poisson process)零假设。用双变量 O-ring 统计比较锐齿栎不同发育阶段、不同树种的空间关联性时,考虑到同一种群不同生长阶段间竞争的非对称性与不同树种之间竞争的非对称性,采用前提条件零假设(antecedent condition null model),假设高龄级个体对低龄级个体的生长有影响,而低龄级个体对高龄级个体没有影响;假设其他树种对锐齿栎个体生长有影响,而锐齿栎对其他树种个体没有影响。在变量 O-ring

分析中, $O(r)$ 值在置信区间内, 则为随机分布或者无相关; 如果 $O(r)$ 值在置信区间上, 是聚集分布或者显著正相关; 反之, 是均匀分布或者显著负相关。

数据分析过程主要通过 Programita 软件 (Wiegand, T. and Moloney, 2006 版) 完成, 采用空间尺度域为 0—40 m, 根据相应的零假设检验模型, 进行 99 次 MentoCalo 模拟, 得到上下包迹线围成的 99% 置信区间, 成图过程在 Origin8.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 锐齿栎次生林树种基本概况与种群结构

2 块样地的乔木层树种基本状况: 以落叶阔叶树种为主, 阳坡针叶树较多, 阴坡较少, 组成种类以壳斗科 (*Fagaceae*)、槭树科 (*Aceraceae*)、桦木科 (*Betulaceae*)、松科 (*Pinaceae*)、山茱萸科 (*Cornaceae*)、榛科 (*Corylaceae*)、杨柳科 (*Salicaceae*)、胡桃科 (*Juglandaceae*)、椴树科 (*Tiliaceae*) 为主, 胸径大于 3cm 的树种共计 28 种, 重要值排名前 6 的树种见表 2。图 1 为锐齿栎种群不同发育阶段的数量分布图, 从图中可以看出, 阳坡锐齿栎幼树 280 株、中树 215 株、大树 47 株; 种群年龄结构呈倒“J”型, 属于增长型种群。阴坡锐齿栎幼树 125 株、中树 232 株、大树 83 株; 幼树匮乏, 天然更新不良^[20], 种群呈衰退趋势。

表 2 2 块样地重要值前 6 位物种列表

Table 2 List of the top six species based on importance values in two plots

| 序号 Serial number | A | | | B | | |
|------------------------|--|---------------------------------|-----------|--|---------------------------------|-----------|
| | 种名 Species | 个体数 Number of individuals | 重要值 IV | 种名 Species | 个体数 Number of individuals | 重要值 IV |
| 1 | 锐齿栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> | 542 | 48.7 | 锐齿栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> | 440 | 61.3 |
| 2 | 油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> | 80 | 11.6 | 青榨槭 <i>Acer davidii</i> | 94 | 10.5 |
| 3 | 灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i> | 129 | 9.2 | 灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i> | 103 | 8.8 |
| 4 | 青榨槭 <i>Acer davidii</i> | 68 | 7.5 | 山杨 <i>Populus davidiana</i> | 40 | 6.6 |
| 5 | 鹅耳枥 <i>Carpinus zaninowii</i> | 87 | 7.2 | 鹅耳枥 <i>Carpinus zaninowii</i> | 41 | 4.2 |
| 6 | 山杨 <i>Populus davidiana</i> | 42 | 7.0 | 漆树 <i>Toxicodendron vernicifluum</i> | 25 | 3.5 |

2.2 锐齿栎种群空间分布格局

不同坡向、不同发育阶段的锐齿栎种群空间分布格局见图 2、3。锐齿栎种群在不同坡向的聚集强度表现为阴坡 > 阳坡。阳坡种群仅在 0—3 m、10—11 m、15—16 m 呈现聚集分布; 而阴坡锐齿栎在 0—3 m、7—12 m、17—19 m、22—24 m、33—35 m 呈聚集分布。

锐齿栎种群各发育阶段空间分布的聚集强度表现为幼树 > 中树 > 大树。阳坡锐齿栎幼树在 6—8 m、11 m、14 m、17 m、19 m、21—23 m 呈聚集分布, 中树在 3 m、8 m 呈聚集分布, 大树在 4 m、8 m、25 m、29 m 及 31 m 呈均匀分布, 其余尺度 $O(r)$ 值均落在包迹线内呈随机分布。阴坡锐齿栎幼树聚集规模较大, 在 0—4 m、6 m、9—11 m、19—20 m、25—26 m、28—29 m、34—35 m 均呈聚集分布, 中树在 0—1 m、13—14 m、22—23 m、25—26 m、30 m 呈聚集分布, 大树除 0—1 m、29 m 呈聚集分布外均呈随机分布。

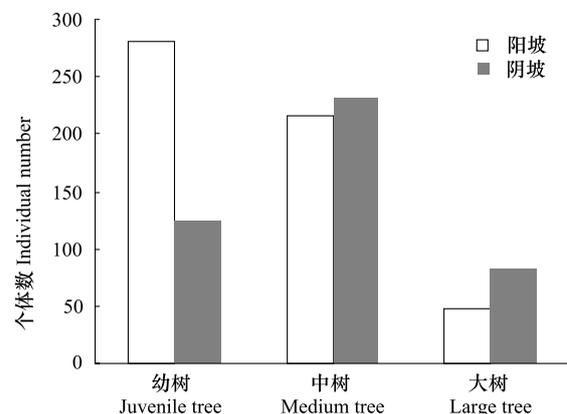


图 1 锐齿栎种群不同发育阶段的数量分布

Fig. 1 Distribution of age class

A: 阳坡 sunny slope B: 阴坡 shady slope 下同 The same below

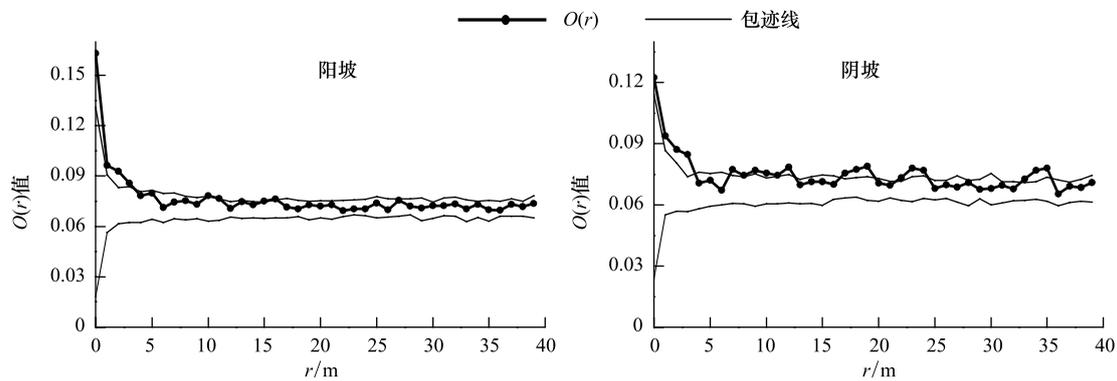


图 2 不同坡向锐齿栎种群空间分布格局

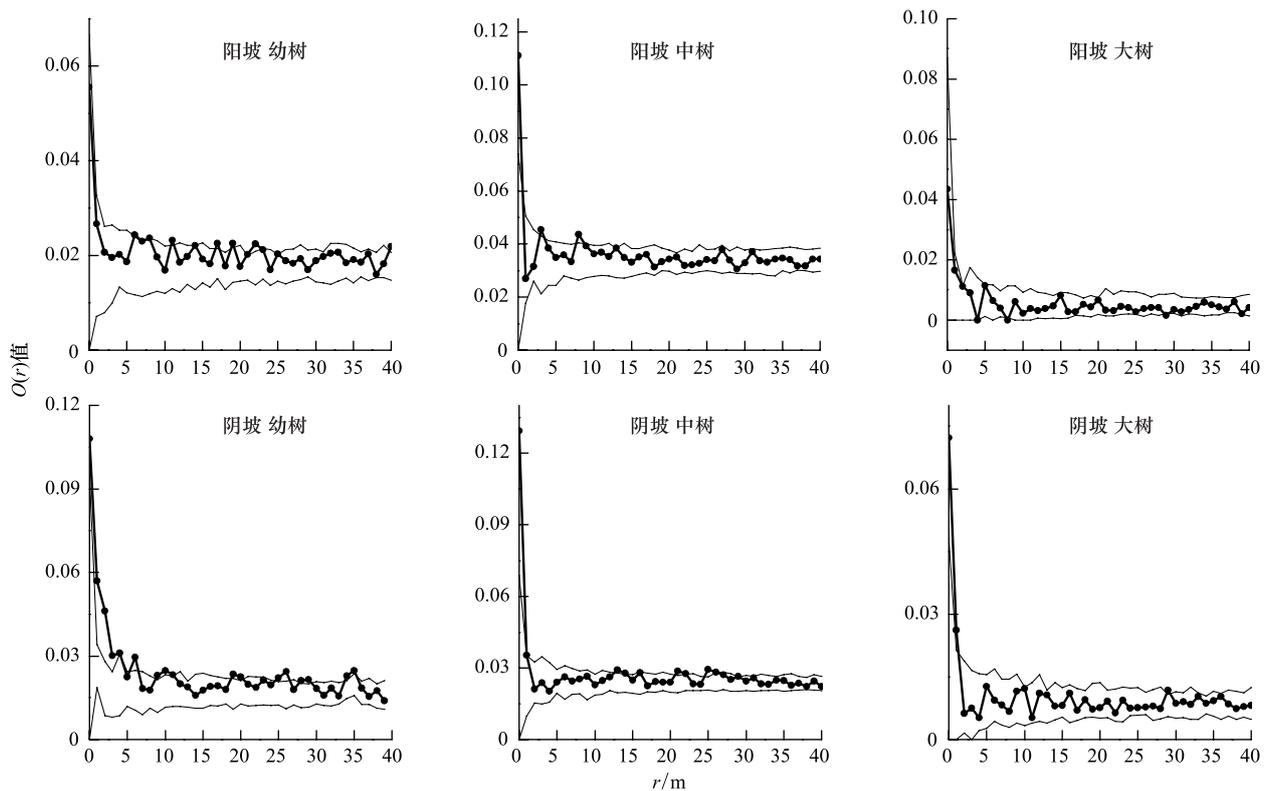
Fig. 2 Spatial pattern of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in two aspects

图 3 不同坡向锐齿栎各发育阶段空间分布格局

Fig. 3 Spatial pattern of developmental stages of *Q. aliena* var. *acuteserrata* in two aspects

J:幼树 Juvenile trees;M:中树 Medium trees;L:大树 Large trees. 下同 The same below

2.3 锐齿栎种群不同龄级空间格局关联性

不同坡向锐齿栎种群各发育阶段空间关联性如图 4。在阳坡地段中,中树和幼树在 5—7 m、20—21 m、38—39 m 呈显著正相关,大树和幼树在 3—4 m 呈显著正相关,大树和中树在 0—1 m 呈显著正相关,其余尺度 3 个发育阶段间无显著关联性;在阴坡地段中,中树和幼树在 6—7 m、24—25 m、28—29 m 呈显著负相关,大树和幼树在 23—24 m、29—30 m 呈显著负相关,大树和中树在 2 m、6 m 呈显著负相关,其余尺度 3 个发育阶段间无显著关联性。

2.4 锐齿栎种群种间关联性

不同坡向锐齿栎与其他树种的空间关联性如图 5。阳坡地段中,油松、青榨槭与锐齿栎在所有尺度均无

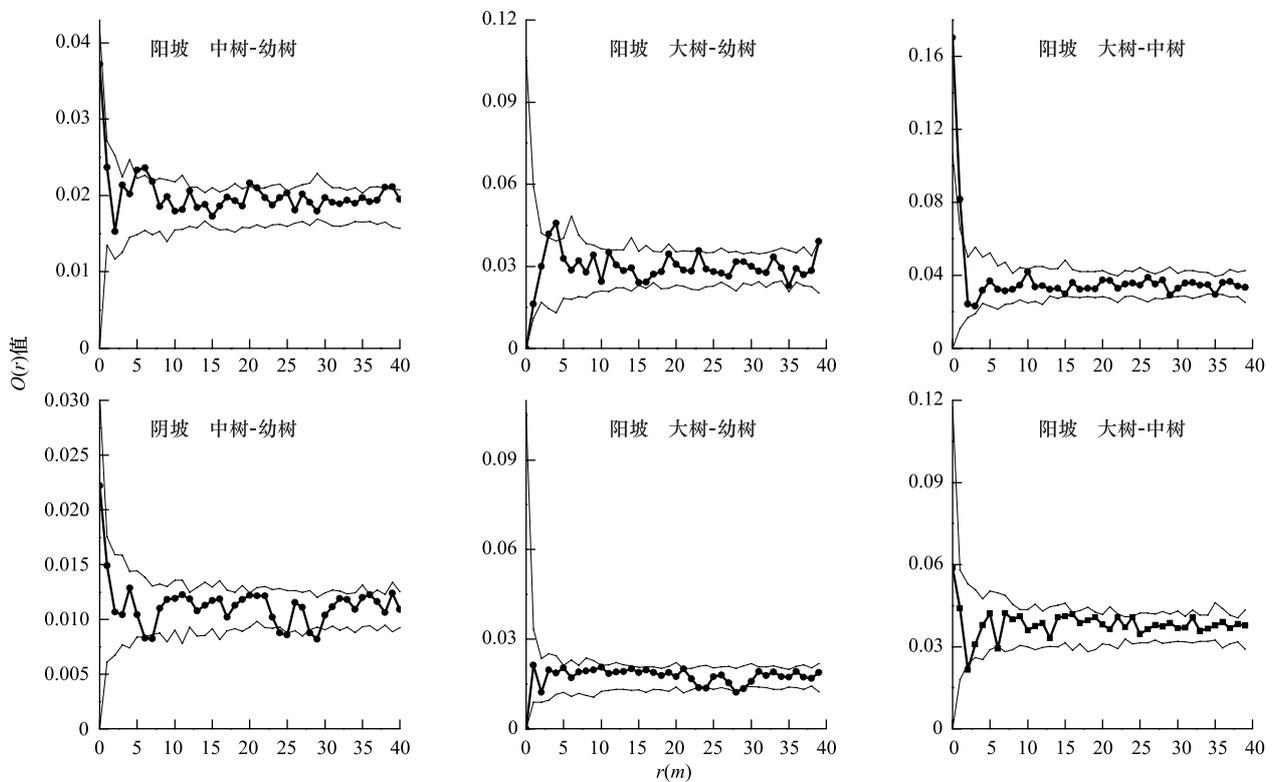


图4 不同坡向锐齿栎各发育阶段间的空间关联性

Fig. 4 Spatial association of paired developmental stages of *Q. aliena* var. *acuteserrata* in two aspects

J: 幼树 Juvenile trees; M: 中树 Medium trees; L: 大树 Large trees. 下同 The same below

明显的关联性;灯台树与锐齿栎在 3—7 m、22—27 m、31—32 m 呈负相关;鹅耳枥与锐齿栎在 10 m、12 m 呈负相关;山杨与锐齿栎在 2—7 m、10—11 m、13—14 m、16—17 m、30—31 m 呈正相关;其他尺度无关联。阴坡地段中,青榨槭与锐齿栎在 8—9 m、17—18 m 呈负相关,在 30—33 m、36—38 m 呈正相关;灯台树与锐齿栎在 2—3 m 呈负相关;山杨与锐齿栎在 0—3 m、6—7 m 呈正相关;鹅耳枥与锐齿栎在 0—2 m、8—12 m 呈负相关,在 22—23 m、27—28 m、31—33 m 呈正相关;漆树与锐齿栎在 26—28 m、33—34 m、36—37 m 呈正相关;其余尺度均无显著相关性。

3 讨论

秦岭林区阳坡锐齿栎种群年龄结构呈增长型,适合在阳坡生长;阴坡锐齿栎种群呈衰退趋势,分析其原因,锐齿栎为阳性树种,而调查样地位于山地阴坡,分布于锐齿栎幼小个体周围的阔叶伴生树种如青榨槭、鹅耳枥等加剧了林内透光率的降低,新生幼苗由于光照不足或其他个体的排斥而死亡分解,使得调查中很难发现此类个体,也就是说阴坡锐齿栎更新的障碍是由锐齿栎的空间分布造成的,而非来自种子,这与康冰等^[21]人的研究一致。

自然条件下,种群的结构和空间分布往往是种群生物学特性与环境相互作用的结果^[22],而种群在不同尺度的空间分布格局不同,通常认为在较小的尺度上,种群分布格局由种内或种间竞争、种子散布限制等生物学特性决定;而更大尺度上,其分布格局受地形、土壤、水分、光照等环境异质性影响^[23-25]。对于秦岭林区锐齿栎而言,坡向引起的光照空间异质性是影响其空间分布的主要因素^[26],阳坡锐齿栎种群除在个别尺度上呈聚集分布外,整体表现为随机分布,个别尺度上的聚集分布可能是由锐齿栎种群的萌生特点、林窗导致的林分更新等生物学因素决定的,而整体的随机分布刻画了阳坡锐齿栎整体“大分散”的分布特点,说明阳坡锐齿栎种群受到的环境压力较小;阴坡锐齿栎种群聚集分布较强,是林内光照条件的不良与种群的自身生物学特性的

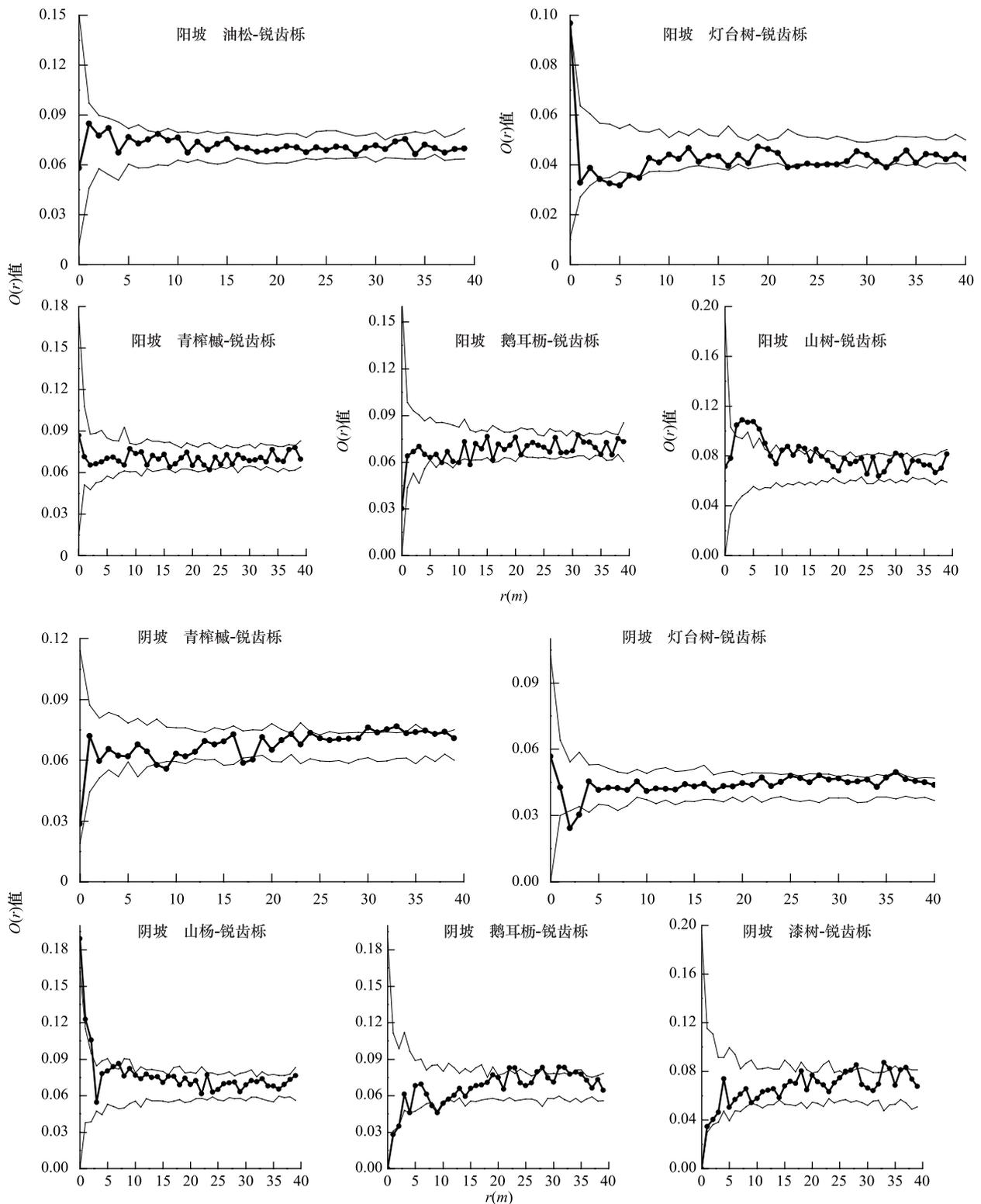


图5 不同坡向锐齿栎与其它树种的空间关联性

Fig. 5 Spatial association of *Q. aliena* var. *acuteserrata* and Minor species in two aspects

Q: 锐齿栎 *Q. aliena* var. *acuteserrata*; Pi: 油松 *Pinus tabulaeformis*; Bo: 灯台树 *Bothrocaryum controversum*; Po: 山杨 *Populus davidiana*; Ca: 鹅耳枥 *Carpinus turczaninowii*; Ac: 青榨槭 *Acer davidii*; To: 漆树 *Toxicodendron vernicifluum*

集中体现。同一种群的不同发育阶段由于所处的林层不同,其空间分布格局也往往不同^[27-28]。受种子传播影响,低龄个体往往呈现聚集分布,随年龄增长,树木对光因子和营养条件等的需求加大,加上自疏及他疏作

用的影响,种群的聚集程度下降,最终表现为随机或均匀分布^[29-30]。锐齿栎种群的空间格局也符合这一规律,锐齿栎种子较大(成熟种子直径:1—1.5 cm,质量:3—4 g)导致其扩散范围较小^[31],造成的扩散限制^[32]是锐齿栎幼龄阶段聚集的主要因素,另外其林下更新常依赖林窗、林隙等透光区进行局部更新^[33],天然次生林成簇萌生等特点加剧了幼龄林的聚集程度;而中熟林聚集性较弱,这种分布格局的不同也体现了各龄级具有不同的生存分布策略。与已往研究相比^[34-36],本研究中锐齿栎种群空间格局对尺度的依赖性相对较弱,产生这种问题的原因可能在于秦岭林区锐齿栎种群空间分布格局主要是由坡向导致光照分布不均匀、种群起源、种内种间竞争引起的,而与林内微地形变化引起的水分,土壤厚度、养分、理化性质等变化关系不大。

同一物种不同龄级在空间分布上的相互关联性,是对一定时期内植物种群组成个体之间相互关系的静态描述。这种关系不仅体现在空间分布上,也体现在植物个体间的功能关系上,能够直观反映种群的现状和种群内的相互联系^[37]。分析表明,阳坡锐齿栎3个发育阶段间呈一定的正相关,阴坡呈一定的负相关,而近年来的研究对这种正负相关的解释存在许多差异,楚光明等^[34]指出呈正相关是对环境胁迫做出的一种自我保护,是提高成活率的一种抗逆性生存策略,呈负相关是由于较好的资源环境使其个体间彼此的依赖需求降低;而郭垚鑫等^[6]却得出不同结论,指出同一物种不同生长阶段呈正相关的共存现象是因为资源充足、环境较好,各生长阶段间竞争不强,呈负相关则表明在各种自然资源的限制下,幼龄个体受到中老龄个体的排斥,过多的老龄植株限制了新个体的迁入;本研究通过对阴坡阳坡锐齿栎种群不同发育阶段间关联性的比较得出锐齿栎种群空间格局关联性更倾向于郭垚鑫的说法,第一种说法也许只适合环境恶劣、胁迫更强的地区。

在群落中具有相似生物特性或者生境要求的物种表现为正相关,而不同生态习性的物种表现为负相关^[38-39]。2种地段中,山杨均在一定尺度与锐齿栎呈现正相关,表明山杨作为群落中的先锋树种为锐齿栎的生长提供了良好的依赖环境。依据竞争排斥原理^[40],山杨缺乏幼苗幼树,更新较差,最终将会被锐齿栎所取代;而灯台树的分布主要依赖于水资源的分布,且在共存区域内彼此存在竞争关系,因此仅在个别尺度上与锐齿栎呈负相关;在阳坡地段中,其余树种与锐齿栎种间空间关联性不明显,彼此间没有形成竞争和依赖关系;阴坡地段中,青榨槭、鹅耳枥在不同尺度上出现了不同的关联性,表明作为喜阴树种的它们对锐齿栎幼小个体的排斥和对成熟个体的依赖,与调查结果一致;而漆树与锐齿栎在一定尺度呈正相关的原因在于漆树经过度人为干扰,虽然有利于其他喜光树种的更新和生长,但其本身发育不良。

在人为调控锐齿栎群落结构时,依据其整体空间分布,选择性择伐锐齿栎大树、灯台树、鹅耳枥和青榨槭来增加林内透光性,同时适当清除锐齿栎幼龄个体周围优势灌木和草本植物以减小锐齿栎幼龄个体的竞争压力,有益于促进锐齿栎种群的更新。

参考文献 (References):

- [1] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.
- [2] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. California: University of California Press, 1983: 54-104.
- [3] Nathan R. Long-distance dispersal of plants. Science, 2006, 313(5788): 786-788.
- [4] 李林, 魏识广, 黄忠良, 曹洪麟. 猫儿山优势种空间点格局和种间关系分析. 北京林业大学学报, 2012, 34(3): 15-19.
- [5] 杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚. 长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性. 生态学报, 2014, 34(16): 4698-4706.
- [6] 郭垚鑫, 胡有宁, 李刚, 王得祥, 杨吉健, 杨改河. 太白山红桦种群不同发育阶段的空间格局与关联性. 林业科学, 2014, 50(1): 9-14.
- [7] 宋于洋, 李园园, 张文辉. 梭梭种群不同发育阶段的空间格局与关联性分析. 生态学报, 2010, 30(16): 4317-4327.
- [8] Pillay T, Ward D. Spatial pattern analysis and competition between *Acacia karroo* trees in humid savannas. Plant Ecology, 2012, 213(10): 1609-1619.
- [9] 党坤良, 雷瑞德. 秦岭火地塘林区不同林分水源涵养效能的研究. 土壤侵蚀与水土保持学报, 1995, 1(1): 79-84.
- [10] 常建国, 刘世荣, 史作民, 康冰, 陈宝玉. 锐齿栎林土壤呼吸对土壤水热变化的响应. 林业科学, 2006, 42(12): 21-27.
- [11] 刘广全, 倪文进, 刘慧芳, Gravenhorst G. 秦岭南坡锐齿栎林的生态环境及其营养积累. 应用生态学报, 2002, 13(5): 513-518.
- [12] 赵永华, 雷瑞德, 何兴元, 贾夏. 秦岭锐齿栎林种群生态位特征研究. 应用生态学报, 2004, 15(6): 913-918.

- [13] 赵永华, 雷瑞德, 贾夏, 何兴元, 陈玮. 秦岭锐齿栎群落数量特征的研究. 应用生态学报, 2003, 14(12): 2123-2128.
- [14] 郭秋菊, 王得祥, 保积存. 秦岭火地塘林区锐齿栎林健康状况评价与重要影响指标分析. 西北林学院学报, 2013, 28(1): 19-25.
- [15] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, 2004, 24(1): 35-40.
- [16] 巨天珍, 郝青, 葛建团, 张宋智, 李沛祺, 康丽丹, 王立峰, 赵继超. 甘肃小陇山锐齿栎林空间分布格局分析. 林业资源管理, 2010, (4): 27-30.
- [17] 王中磊, 高贤明. 锐齿栎林的自然更新——坚果、幼苗库和径级结构. 生态学报, 2005, 25(5): 986-993.
- [18] Wiegand T, Moloney K. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [19] 巨天珍, 石垚, 安黎哲, 徐世键, 张宋智. 公路建设期路域生态区植物种群空间分布格局——以宝(鸡)天(水)高速公路为例. 生态学报, 2008, 28(7): 3365-3374.
- [20] 王勤花, 巨天珍, 常成虎, 曹春. 甘肃小陇山锐齿栎种群结构分析. 广西植物, 2006, 26(1): 38-42.
- [21] 康冰, 王得祥, 李刚, 高妍夏, 张莹, 杜焰玲. 秦岭山地锐齿栎次生林幼苗更新特征. 生态学报, 2012, 32(9): 2738-2747.
- [22] 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 郝朝运, 韦福民. 大盘山自然保护区香果树种群结构与分布格局. 生态学报, 2007, 27(1): 389-396.
- [23] 郭垚鑫, 康冰, 李刚, 王得祥, 杨改河, 王大伟. 小陇山红桦次生林物种组成与立木的点格局分析. 应用生态学报, 2011, 22(10): 2574-2580.
- [24] Guarn J R, del Valle Jorge I, Sierra C A. Establishment phase, spatial pattern, age, and demography of *Oenocarpus bataua* var. *bataua* can be a legacy of past loggings in the Colombian Andes. *Forest Ecology and Management*, 2014, 328: 282-291.
- [25] 霍萌萌, 郭东罡, 张婕, 王治明, 上官铁梁, 李润强, 刘卫华. 灵空山油松-辽东栎林乔木树种群落学特征及空间分布格局. 生态学报, 2014, 34(20): 5925-5935.
- [26] 韩有志, 王政权, 谷加存. 林分光照空间异质性的影响. 植物生态学报, 2004, 28(4): 468-475.
- [27] Barot S, Gignoux J, Menaut J C. Demography of a savanna palm tree; Predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 1999, 80(6): 1987-2005.
- [28] Getzin S, Dean C, He FL, Trofymow J, Wiegand K, Wiegand T. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, 2006, 29(5): 671-682.
- [29] Laaka-Lindberg S, Hedderson T A, Longton R E. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. *Lindbergia*, 2000, 25(2): 78-84.
- [30] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [31] 毕润成. 生态学. 北京: 科学出版社, 2012: 96-97.
- [32] Hubbell S P, Foster F B. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation // Sutton S L, Whitmore T C, Chadwick A C, eds. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 25-41.
- [33] 刘峰, 陈伟烈, 贺金生. 神农架地区锐齿栎种群结构与更新的研究. 植物生态学报, 2000, 24(4): 396-410.
- [34] 楚光明, 王梅, 张硕新. 准噶尔盆地南缘洪积扇无叶假木贼种群空间点格局. 林业科学, 2014, 50(4): 9-14.
- [35] 王磊, 孙启武, 郝朝运, 田胜尼, 张姗姗, 陈一锟, 张小平. 皖南山区南方红豆杉种群不同龄级立木的点格局分析. 应用生态学报, 2010, 21(2): 272-278.
- [36] 陈育, 杨劫, 张璞进, 清华, 赵利清, 张雷. 西鄂尔多斯半日花(*Helianthemum soongoricum*)种群结构和点格局分析. 中国沙漠, 2014, 34(1): 75-82.
- [37] Leathwick J R, Mitchell N D. Forest pattern, climate and vulcanism in central North Island, New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, 1992, 3(5): 603-616.
- [38] 娄彦景, 赵魁义. 三江平原毛苔草群落近30年演替过程中的种间联结性分析. 生态学杂志, 2008, 27(4): 509-513.
- [39] Huston M A, DeAngelis D L. Competition and coexistence: The effects of resource transport and supply rates. *The American Naturalist*, 1994, 144(6): 954-977.
- [40] 薛建辉. 森林生态学. 北京: 中国林业出版社, 2006: 110-110.